Übergangsbildungen von Pollen- zu Fruchtblättern bei Humulus japonicus Sieb. et Zucc. und deren Ursachen

von

W. Figdor.

(Mit 1 Tafel und 1 Textfigur.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 4. Mai 1911.)

Unter den zahlreichen Bildungsabweichungen, welche in der teratologischen Literatur[1] erwähnt werden, hat das Vorkommnis einer Umwandlung von Staubblättern in Fruchtblätter, für welche Erscheinung der Ausdruck »Pistillodie« kurz gebraucht wird, und das umgekehrte Geschehen, das Auftreten von Übergangsbildungen zwischen Carpiden und Pollenblättern, von jeher das Interesse der Forscher in Anspruch genommen. Beide Erscheinungen geben ja, ganz abgesehen davon, daß sie für die Morphologie der Blüte von Wichtigkeit sind, einen Hinweis, bei welchen Arten es eventuell gelingen könnte, das Geschlecht der Pflanzen auf experimentellem Wege zu beeinflussen. Versuche nach dieser Richtung sind gerade in letzter Zeit vielfach durchgeführt worden.[2]

[1] Von Zusammenstellungen diesbezüglich vgl. Moquin-Tandon, Pflanzenteratologie. (Aus dem Französischen mit Zusätzen von I. C. Schauer, Berlin, 1842), M. T. Masters, Vegetable Teratology. London, 1869 (Übersetzt von U. Dammer. Leipzig, 1886) und Penzig, Pflanzen-Teratologie, Bd. I (1890) und Bd. II (1894).

[2] Vgl. Correns, Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihrer Beeinflußbarkeit. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 44 (1907). Weitere Untersuchungen über die Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihre Beeinflußbarbeit. Ebendort Bd. 45 (1908), sowie die Arbeiten dieses Forschers in den Ber. d. Deutschen Bot. Ges. (1904, 1905, 1906 und 1908). — Klebs, Über künstliche Metamorphosen. Abhandl. d. naturf. Ges. zu Halle, Bd. 25 (1906), p. 135 ff. — Strasburger, Über geschlechtbestimmende Ursachen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 48 (1910), p. 427 ff.

Es ist hier nicht der Ort, all die bekannten Anomalien im Bau der Blüten, durch die eine Geschlechtsänderung dieser nach außen hin zum Ausdruck kommt und deren Ursachen zu besprechen, sondern es soll einstweilen nur das diesbezüglich bisher Bekannte für eine Unterfamilie der *Moraceae*,[1] für die *Cannaboideae* angeführt werden. Die einzigen Repräsentanten dieser sind die Gattungen *Cannabis* und *Humulus*. Erstere ist durch eine Spezies, *C. sativa* L., letztere durch zwei, *H. Lupulus* L. und *H. Japonicus* Sieb. et Zucc. vertreten. Die Blüten sind bei diesen Pflanzen normalerweise stets eingeschlechtig, die Blütenverteilung ist eine diöcische.

Gasparrini[2] beschreibt zuerst männliche Blüten von *Cannabis*, deren Antheren in manchen Fällen Narben trugen und Masters[3] erwähnt, daß er bei derselben Art hermaphroditische Blüten beobachtet habe, ohne jedoch nähere Angaben betreffs dieser interessanten Erscheinung zu machen. Molliard[4] gelang es später ebensolche Bildungsabweichungen, wie sie Gasparrini sah, an Pflanzen und zwar durch kümmerliche Ernährung künstlich hervorzurufen. Er betrachtet als Ursache der Transformation der männlichen Blüten in weibliche die schwache Intensität des Lichtes, bei welcher die betreffenden Individuen gezogen wurden, nachdem sich die Bodenbeschaffenheit, der Feuchtigkeitsgehalt einerseits der Atmosphäre, andrerseits des Bodens und auch die Wärme als irrelevante Faktoren erwiesen hatten. Derselbe behauptet auch, daß seine im Freiland durchgeführten Versuche durch Beschattung der Pflanzen ganz ähnliche Resultate zeitigten, wie die im Gewächshaus angestellten, auf Grund derer er sich zu einer Analyse der

---

[1] Vgl. Engler, *Moraceae* in Engler und Prantl's nat. Pflanzenfamilien, Bd. III, Abt. I, p. 96 ff. — Wettstein, Handbuch der systematischen Botanik. Bei Deuticke in Wien, 2. Aufl. (1911), p. 505. — Braungart, Der Hopfen als Braumaterial (bei R. Oldenburg in München und Leipzig 1901) u. a.

[2] J. Gasparrini, Ricerche sulla embryogenia della Canapa. Atti de r. Accad. d. Sc. fis. et math., I, 1862. Mit Abbildungen. (Taf. III.)

[3] Masters, l. c., p. 227.

[4] M. Molliard, Sur la détermination du sexe chez le Chanvre. Comptes rendus des seances de l'Academie des sciences, t. 125 (1897), p. 792, und Molliard, De l'Hermaphrodisme chez la Mercuriale et le Chanvre. Revue générale de Botanique, t. X (1898), p. 321 ff. (mit Abbildungen).

einzelnen in Betracht kommenden Faktoren berechtigt glaubte.

Strasburger,[1] der die Versuche Molliard's wiederholte, konnte jedoch in keinem einzigen Falle irgendwelchen Hermaphroditismus der Blüten beobachten, obwohl die Versuche in großer Zahl eingeleitet worden waren, und nimmt deshalb an, daß Molliard zufälligerweise Samen einer zum Hermaphroditismus und auch zur Monöcie neigenden Rasse für seine Kulturen verwendet hat. Nebenbei sei erwähnt, daß auch ich unter annähernd gleichen Vegetationsbedingungen, die bei *Humulus japonicus* Übergangsbildungen von männlichen Blüten in weibliche hervorriefen, einmal das Auftreten solcher bei *Cannabis* beobachtete.[2] Über die Häufigkeit des Vorkommens dieses Phänomens möchte ich mich jedoch noch nicht äußern, da Versuche hierüber erst in größerer Zahl, als dies bisher geschehen, durchgeführt werden müssen.

Ähnliche Bildungsabweichungen, wie sie für *Cannabis* angegeben werden, oder andere sind weder für *H. Lupulus* noch für den in unseren Breiten einjährigen *H. japonicus*,[3] der im Jahre 1886 von Haage & Schmidt (Erfurt) in Deutschland[4] eingeführt wurde, bekannt, soweit ich die einschlägige Literatur übersehe.[5]

Als ich vor einigen Jahren wegen einer bestimmten Fragestellung zahlreiche Exemplare von *H. japonicus* sowohl von der typischen Art wie auch von einer Varietät dieser

---

1 Strasburger, Versuche mit diöcischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. Biolog. Zentralblatt, Bd. XX (1900), p. 725 ff.

2 Dieses Verhalten sei unter anderem deshalb hervorgehoben, weil N. Zinger (Beiträge zur Kenntnis der weiblichen Blüten und Infloreszenzen bei Cannabineen, Flora oder allgem. bot. Ztg., Bd. 85 [1898], p. 230), auf Grund seiner Untersuchungen sich zu folgendem Ausspruche veranlaßt sieht: »Ich habe mich überzeugen können, daß *H. japonicus* durch eine ganze Reihe von Merkmalen dem Hanf viel näher steht als der gewöhnliche Hopfen«.

3 Engler (l. c., p. 96) gibt an, daß diese Art ebenso wie *H. Lupulus* mehrjährig ist. Bei uns ist sie im Freien einjährig. Bisher glückte es mir auch im Gewächshause nicht, ein Individuum mehrere Jahre hindurch zu erhalten.

4 Nach freundlicher brieflicher Mitteilung dieser Firma. Braungart (l. c., p. 151) erwähnt, daß E. Bretschneider (Petersburg) diese Pflanze bereits um das Jahr 1880 nach Paris gebracht hat.

5 Vgl. unter anderem Penzig, l. c., Bd. II (1894), p. 292.

mit panachierten Blättern (fol. var.) kultivierte, beobachtete ich, daß an manchen männlichen Pflanzen neben normalen Blüten sich solche befanden, welche auf den ersten Blick hin als zwitterige anzusprechen waren und zwar infolge des Umstandes, daß aus den Blüten die für die weibliche Blüte charakteristischen langen Narben[1] hervorragten. Es mußten daher solche Exemplare als andromonöcisch angesprochen werden. Eine nähere Untersuchung zeigte, daß sich nicht etwa ein in den männlichen Blüten rudimentär vorhandenes Gynoeceum entwickelt hatte, sondern daß ein Staubblatt teilweise in ein Fruchtblatt umgewandelt worden war. Nur in einigen wenigen Fällen habe ich auf ein und derselben Pflanze neben typischen männlichen Blüten anscheinend normale weibliche,[2] die den Abschluß der einzelnen Pflanzen bildeten, in geringer Zahl auftreten gesehen (gewöhnliche Monöcie). Zwei derartige Pflanzen und zwar der Varietät fol. var. fielen besonders dadurch auf, daß in dem Wirtel, knapp unterhalb der Vegetationsspitze, durch ein kurzes Internodium von dieser getrennt, neben normalen männlichen Blüten auch einige mit narbentragenden Antheren vorhanden waren; es kommt demnach hier auch »Cönomonöcie« vor.[3] Bei *H. japonicus* sind Abweichungen von der normalen, diöcischen Geschlechtsverteilung bisher noch nicht erwähnt worden, hingegen wurde bei *H. Lupulus* (und auch bei *Cannabis*) gelegentlich Monöcie beobachtet; bei ersterer Pflanze äußert sie sich gewöhnlich in der Weise, daß die weiblichen Kätzchen (Zapfen), wenn sie in einer männlichen Rispe auftreten, terminal an deren Verzweigungen stehen.[4]

---

[1] Betreffs der Anzahl dieser vgl. das Folgende auf p. 695 ff. Die normale weibliche Blüte besitzt zwei Narben; ob dieselben die Enden von zwei Griffeln oder vielleicht die Enden der Schenkel eines kurzen zentral gestellten Griffels sind, lasse ich dahingestellt.

[2] Der Bau dieser wich in gar nichts von den Blüten normaler weiblicher Pflanzen ab, wie die morphologische Untersuchung ergab, abgesehen davon, daß die Blüten der Größe nach sehr reduziert erschienen.

[3] Vgl. Knuth, Handbuch der Blütenbiologie. W. Engelmann, Leipzig (1898), p. 35.

[4] Penzig, l. c., Bd. II, p. 292. Eine Abbildung dieser Erscheinung findet sich in Masters' Pflanzenteratologie. Fig. 108. Vgl. auch Braungart, l. c.,

Nach diesen einleitenden Bemerkungen möchte ich der Übersichtlichkeit halber zunächst das Aussehen der Blüten beschreiben, in denen Formen des Überganges von Pollen- zu Fruchtblättern auftraten, sodann die ganz eigene Tracht der Pflanzen, welche derartige Bildungen hervorbrachten, und schließlich sollen die Bedingungen im allgemeinen angegeben werden, unter welchen es gelingt, ebensolche Individuen aus Samen[1] heranzuziehen. Ich glaube dies tun zu dürfen, da sich meine Erfahrungen diesbezüglich bereits über einen Zeitraum von acht Jahren erstrecken.

I. Über den Bau der Blüten mit narbentragenden Antheren.

Betreffs des normalen Aufbaues der männlichen Blüten der Vertreter des Genus *Humulus* sei hier nur daran erinnert, daß derselbe durch ein fünfteiliges Perianthium und fünf Staubblätter[2] gekennzeichnet ist. Ein jedes letzterer besteht aus einem kurzen Filament, an dem die Anthere befestigt ist.

An jenen Blüten nun, in welchen Narben auftraten, war, wenn schon nicht mit freiem Auge, so doch ganz deutlich bei Lupenvergrößerung zu beobachten, daß dieselben den verschiedensten Teilen eines Staubblattes, entweder der Anthere oder dem Filamente, ja sogar dem Konnektiv ihren Ursprung verdankten. Derartige Staubgefäße erschienen dann gewöhnlich mehr oder minder verkümmert und wichen infolgedessen meistens von der gewöhnlichen Form ab. Aus den auf der beigegebenen Tafel befindlichen Figuren (1—25), welche nur ein Bild der häufigst vorkommenden Formen geben, sind diese morphologischen Verhältnisse, glaube ich, besser zu ersehen, als wenn ich eine genaue Beschreibung eines jeden einzelnen abnorm gebauten Staubblattes geben wollte. Erwähnt sei noch,

---

p. 211 ff. und Fruhwirth, Die Züchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Paul Parey in Berlin (1910), Bd. III, p. 72.

Betreffs einiger Versuche, eine monöcische Rasse von *Humulus Lupulus* zu erhalten, siehe P. Nypels, Notes de pathologie végétale. Bull. de la société royale de botanique de Belgique, Bd. 36 (1897), p. 274.

[1] Ich bezog diesen teils aus Wiener Samenhandlungen teils von der Firma Haage und Schmidt in Erfurt.

[2] Vgl. z. B. Eichler, Blütendiagramme (Leipzig, 1878), Bd. II, p. 60.

daß mit Narben ausgestattete Stamina oftmals Verwachsungen mit dem einen oder anderen normal aussehenden Staubblatt aufwiesen und nicht nur in Einzahl in einer Blüte auftraten, sondern manchmal auch in Mehrzahl (bis zu dreien). Für gewöhnlich trägt ein jedes Staubgefäß nur eine Narbe. Es kommt jedoch auch vor, daß an einem Staubblatt zwei Narbenschenkel aufsitzen. Nebenher sind oftmals Staubblätter mit kontabeszenten Antheren ohne jede Andeutung einer Narbenbildung zu sehen. Auch die Zahl der Staubblätter insgesamt (der normal aussehenden und der verkümmerten, eventuell narbentragenden) wich in einigen Fällen von der Fünferzahl in der Blüte ab, gerade so wie die Stellung letzterer im Blütenkreise manchmal eine andere war als normalerweise. Unregelmäßigkeiten im Bau des Perianthiums (manchmal fehlt dasselbe gänzlich, siehe Fig. 1 und 7 der Tafel) wurden nur je einmal beobachtet, und zwar ein drei- und vierteiliges Perianthium bei einer auch sonst abnorm gebauten Blüte.

Damit man sich einen Begriff von all diesen Verhältnissen im speziellen machen kann, möchte ich für die meisten der beobachteten Blüten[1] sowohl die Zahl der normal gestalteten als auch die der abnormen Staubblätter, ferner die Zahl der Narben an letzteren und die Stellung dieser in der Blüte in Form einer Tabelle[2] anführen. In den Anmerkungen habe ich noch einiger mir besonders wichtig erscheinenden Verhältnisse Erwähnung getan.

---

[1] Ich sehe von statistischen Angaben über das Auftreten von Blüten mit narbentragenden Antheren an den einzelnen Individuen in den verschiedenen Jahren ab, da die Kulturen für den eben genannten Zweck meiner Meinung zu wenig umfangreich waren. Die Lösung dieser Aufgabe soll anderen vorbehalten bleiben. Ich möchte nur ganz allgemein bemerken, daß ich jährlich zirka 80 Individuen heranzog, die durchschnittlich 4 bis 5 % (im Maximum einmal 20 %) abnorme Blüten produzierten.

[2] Die in den Horizontallinien stehenden Angaben beziehen sich auf den Bau von je einer Blüte.

Zahl der normalen Staubblätter	Anzahl der abnormen Staubblätter	Zahl der Narben	Stellung[1] der abnormen Staubblätter in der Blüte	Anmerkungen
4	1	1	—	
4 über Kreuz gestellt	1	1	annähernd zentral	
3	1	1	—	
2	1	2	—	
3	1	1	direkt in der Verlängerung des Blütenstieles	
3 (eines von diesen etwas reduziert)	1	1	—	Zwischen Perianth und abnormer Anthere ist ein Stück Achse (Filament?) eingeschaltet.
3	1	1	—	Narbe aus dem oberen Ende des Konnektivs entspringend.
1	3	3	—	
4	1	1	—	
4 (eines reduziert)	1	2	—	
4	1	1	—	
3	1 (Anthere?)	2	nahezu zentral	
3	1	1	—	
3	1	1	—	Die abnorme Anthere mit einer normalen am Grunde verwachsen.
3	1	1	—	Die verkümmerte Anthere mit einer fünften Anthere, die etwas kleiner ist als eine normale, verwachsen.
2	1	1	in der Mitte der Blüte inseriert	Dreiteiliges Perianthium!
4	1	1	—	
4	1	1	—	

[1] Ein — in dieser Rubrik bedeutet die normale Stellung der Staubblätter.

Zahl der normalen Staubblätter	Anzahl der abnormen Staubblätter	Zahl der Narben	Stellung der abnormen Staubblätter in der Blüte	Anmerkungen
2	1	1	—	
3	1	1	—	Abnormes Staubblatt mit einer 5. etwas reduzierten, sonst aber normalen Anthere an der Basis der Antherenfächer verwachsen.
4	1	1	—	
4	1	1	—	
4	1	1	—	Anthere sehr reduziert.
3	2	2	—	Die eine Anthere mäßig verkümmert, mit kurzer Narbe, die andere ganz reduziert, mit Griffelstumpf.
3	1	1	annähernd zentral	
2	1	1	—	Ansatzstelle der Narbe am oberen Ende des Konnektivs. Eine ganz reduzierte Anthere ist außerdem vorhanden.
4 (über Kreuz gestellt)	1	1	in der Mitte der Blüte	Narbe in der Verlängerung des Konnektivs. Vierteiliges Perianthium.
4	1	1	—	
3	1	1	—	
5	—	—		Fruchtknoten (?) mit einer Narbe in der Mitte der Blüte stehend. Fünfteiliges Perianthium.
5	—	1		Die Narbe befindet sich auf einem kleinen kugeligen Gebilde, welches zentral gestellt ist und mit einer normalen Anthere am Grunde verwachsen erscheint.
5	1 (sehr verkümmert)	1	zentral [1]	

[1] Eine andere Blüte zeigte ganz die gleichen Verhältnisse, wie eben beschrieben.

Zahl der normalen Staubblätter	Anzahl der abnormen Staubblätter	Zahl der Narben	Stellung der abnormen Staubblätter in der Blüte	Anmerkungen
4	1	1	—	Ein verkümmertes Gebilde, die Narbe tragend, ist mit einer fünften Anthere am Grunde verwachsen.
4	2 (sehr reduziert)	2	nahezu zentral	Je ein Griffel befindet sich an der Spitze der beiden Antheren, welche miteinander verwachsen sind.
5	1	1	nahezu zentral	Die verkümmerte Anthere ist mit einer normalen etwas verwachsen.
3	1	1	—	Die abnorme Anthere erscheint an der morphologischen Oberseite etwas ausgehöhlt.
3	1	1	—	Eine ganz reduzierte Anthere ist außerdem vorhanden.
3	1	2	—	
3	1	2	ziemlich in der Mitte inseriert	
5	—	1		Die Narbe, die am unteren Ende eine längliche Anschwellung aufweist, ist in der Mitte der Blüte inseriert.
4	1 (sehr reduziert)	1	nahezu zentral	
4	1 (stark reduziert)	1	in der Mitte der Blüte	Die vier normalen Antheren sind über Kreuz gestellt.
—	3 (sehr reduziert)	2	—	
—	3	2	—	Eine Anthere ist stark reduziert und trägt eine lange Narbe; die beiden anderen Antheren mäßig reduziert (éine von diesen besitzt eine kurze Narbe).

Zahl der normalen Staubblätter	Anzahl der abnormen Staubblätter	Zahl der Narben	Stellung der abnormen Staubblätter in der Blüte	Anmerkungen
4	1 (stark reduziert)	2	—	Die Narben liegen in der Verlängerung des Konnektivs.
4	1 (schwach reduziert)	2	—	Narben am oberen Ende des Konnektivs inseriert.
3	1	2	—	Die zwei Narben entspringen einem kugeligen Gebilde, welches dem unteren Ende der abnormen Anthere entspringt.
3	1	2	—	
4	1	1	zentral inseriert	Narbe in der Verlängerung des Konnektivs.
—	1	2		Je eine Narbe entspringt scheinbar aus je einer Antherenhälfte.
3	2	3	—	Eine Anthere trägt eine Narbe, während die andere Anthere (sehr verkrümmt) zwei Narben aufweist.
5	1	1	—	Kurzer Narbenansatz.
—	5	1	—	Eine sehr verkümmerte Anthere trägt die Narbe.
3	1	1	zentral	
2	1	2	—	Die Narben entspringen am unteren Ende der Antherenfächer und sind teilweise mit diesen verwachsen.
2	3	1	—	
3	1	1	—	
3	2	2	—	

Zahl der normalen Staubblätter	Anzahl der abnormen Staubblätter	Zahl der Narben	Stellung der abnormen Staubblätter in der Blüte	Anmerkungen
4	1	2	—	
2	1	1	●× ●	Blüte steht an der Spitze des Sprosses. Daneben eine andere Blüte mit drei Staubblättern (eines davon sehr reduziert, ohne jede Narbenbildung). Stellung der Staubblätter in beiden Fällen wie nebenan bemerkt.
1	2	2	—	Beide Narben befinden sich am unteren Ende einer Anthere. Zwischen denselben ein kleiner Gewebe-Höcker bemerkbar.
1	3	2	—	Die Narben treten an je einem abnormen Staubblatt auf.
3	2	2	—	Je eine Narbe am unteren Ende einer Anthere.
2	3	2	—	Eine Narbe bei einem Staubblatt in der Fortsetzung des Konnektivs, die andere am unteren Ende der Anthere eines zweiten Staubblattes.
2	3	2	—	Zwei Staubblätter sehr reduziert mit je einer Narbe.
4	1	1	zentral	
4	1	1	gegen die Mitte der Blüte verschoben	Narbe vom unteren Ende des nach innen gelegenen Antherenfaches ausladend.
1	4	4	—	Ein Staubblatt ganz verkümmert. Zwei Antheren mit je einer Narbe, eine Anthere mit zwei Narben.

Zahl der normalen Staubblätter	Anzahl der abnormen Staubblätter	Zahl der Narben	Stellung der abnormen Staubblätter in der Blüte	Anmerkungen
1	1	1	—	Staubblätter gegenüber gestellt. Narbe nahezu in der Mitte der Blüte stehend, vom Grunde der einen Anthere entspringend.
5	—	1		Narbe ganz zentral in der Mitte der Blüte stehend.
3	1	1	zentral	Narbe in der Verlängerung des Konnektivs. Das eine innere Antherenfach erscheint in Form eines Höckers von den übrigen losgelöst.
2	1	1	nahezu zentral	Narbe entspringt aus der Mitte der Anthere, welche etwas gedreht ist.
3	1	1	nahezu zentral	Narbe steht in der Verlängerung des Konnektivs des verkümmerten Staubblattes, welches mit einem normalen verwachsen ist.
1	1	1	—	Verkümmertes Staubblatt von ganz unregelmäßiger Form.
—	1	1	zentral	Unterhalb des sehr reduzierten Staubblattes ist ein ganz schwach entwickeltes Perigon vorhanden.
4	1	1	zentral	Anthere mehr minder becherförmig gestaltet, aus der Mitte Narbe entspringend.
3	1	2	zentral	Die Anthere des verkümmerten Staubblattes (halb so lang wie eine normale Anthere) ist kaum mehr als solche anzusprechen.

Zahl der normalen Staub-blätter	Anzahl der abnormen Staub-blätter	Zahl der Narben	Stellung der abnormen Staubblätter in der Blüte	Anmerkungen
5	—	1		Narbe in der Mitte der Blüte stehend.
1	2	2	—	Eine Narbe liegt in der Verlängerung des Konnektivs eines stark verkümmerten Staubblattes, welches mit der Anthere des normal aussehenden Staubblattes verwachsen ist, die andere entspringt aus dem unteren Teile einer etwas reduzierten Anthere, und zwar einem nach innen zu gelegenen Pollensacke; der daneben befindliche innere ist sehr reduziert.
2	1	1	—	Narbe an einer sehr verkümmerten Anthere, welche sich an der Basis einer normal gestalteten Anthere befindet.
—	3	1	—	Zwei Staubblätter sehr reduziert, das dritte etwas größer. Die Narbe befindet sich in der Mitte der Blüte, ist unten etwas verstärkt und erscheint mit den Basen der Antheren verwachsen.

Aus den vorhergehenden Angaben ist zu ersehen, daß verhältnismäßig selten die normale Anzahl von Staubblättern nebst einem narbentragenden Gebilde, dessen morphologischer Charakter infolge weitgehender Reduktion durch den äußeren Anblick nicht mehr zu erkennen war, in einer Blüte auftrat. Diese Fälle könnten, so glaube ich, noch am ehesten den Anschein erwecken, als ob hier die weitere Ausbildung eines in der normalen Blüte rudimentär vorhandenen Gynoeceums

vorliegen würde. Meiner Meinung nach handelt es sich jedoch auch da nur um ein überzählig gebildetes Staubgefäß. Für diese Auffassung spricht, daß einmal außer fünf normalen Staubblättern ein reduziertes mit einer Narbe direkt in der Mitte der Blüte (Fig. 25) stand. Daß sich der zwitterige Charakter der Blüten nicht nur äußerlich durch die Narbenbildung zu erkennen gab, sondern daß in manchen Fällen wenigstens der eine oder andere Pollensack oder vielleicht auch alle (Mikrosporangien) wirklich in ein Makrosporangium umgewandelt worden waren, erhellt unbedingt daraus, daß ich im Laufe der Versuchsjahre von sechs früher beschriebenen, mit Narben versehenen männlichen Blüten je ein Samenkorn erhielt, welches sich in nichts, außer durch seine geringe Größe, von einem normalen unterschied. Als diese Samen zeitig im Frühjahr angebaut wurden, keimten sie zur Hälfte, wuchsen heran und lieferten durchaus männliche, schwächliche Pflanzen von ähnlichem Aussehen, wie gleich beschrieben werden wird. Andrerseits hatten sich ganz normal aussehende Pollenkörner,[1] wie die mikroskopische Untersuchung ergab, in den Pollensäcken zahlreicher mit Narben versehener Antheren entwickelt.

Nebenbei sei erwähnt, daß eine Umwandlung von Frucht- in Staubblätter an weiblichen Individuen, die ich auch in großer Zahl gesehen habe, weder hier noch bei *H. Lupulus* beobachtet werden konnte. Trotzdem halte ich ein solches Vorkommnis gar nicht für ausgeschlossen. Der Nachweis dieses wäre vielleicht auch insofern von Wichtigkeit, als dann die bei letzterer Pflanze gelegentlich vorkommende »Parthenogenese«[2] ihre einfachste Erklärung finden würde.

II. Physiologisches.

Während im Gartengrund gewöhnlich kultivierte *H. japonicus*-Pflanzen, die während einer Vegetationsperiode leicht eine Länge von 1·5 bis 2 *m* und darüber erreichen, stets

---

[1] Ausmaße dieser finden sich bei Braungart, l. c., p. 208.

[2] Winkler, Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Progressus rei botanicae, Bd. II (1908), p. 334.

streng diöcisch sind, wie ich mich selbst überzeugte, traten die oben beschriebenen Übergangsbildungen von Pollen- zu Fruchtblättern immer nur an solchen Exemplaren auf, welche die Erscheinung der Verzwergung, des »Nanismus«, in auffälligster Weise zeigten. Die größten derartigen Individuen maßen der Länge nach (vom Erdboden an gerechnet) 0·41, die kleinsten nur 0·11 *m.* Hand in Hand mit der Entwicklung dieser schmächtigen oberirdischen Teile war das Wurzelsystem stets äußerst schwach ausgebildet; außer der Hauptwurzel machten sich im besten Falle nur einige wenige zarte Seitenwurzeln bemerkbar. Was die Anzahl der an der Achse ausgebildeten Blattpaare anbetrifft, so ist zu sagen, daß dieselbe zwischen drei und sechs schwankte, und zwar in Abhängigkeit von der Höhe der Pflanze. Die Länge des größten Blattes, das jemals beobachtet wurde, betrug 4·5 *cm*, die Breite 4 *cm*. Der Petiolus maß 2·5 *cm*. Im allgemeinen waren jedoch die Blätter ungefähr um ein Drittel kleiner als das eben beschriebene. Einmal trat an einem Blatte zufälligerweise eine Spaltung des Petiolus samt der Lamina auf und bis zu einem gewissen Grade eine Restitution des Blattrandes an jeder Blatthälfte, wie die nachstehende Fig. 1 zeigt. Auffällig erschien es mir, daß die Cotyledonen gewöhnlich so lange persistierten, bis die Pflanze nach dem Abblühen zugrunde ging. Öfters waren auch in den Achseln dieser Seitensprosse[1] aufgetreten, geradeso wie in denen der untersten Blattpaare. (In einem Falle wurden dieselben sogar 2 bis 3 *cm* lang.)

Wenn die Pflanzen Blüten ansetzten, konnte man sofort aus der Anordnung dieser[2] erkennen, ob man es mit männlichen oder weiblichen Individuen zu tun hatte. Bei den ersteren, die mich besonders interessierten, standen die Blüten immer nur in den Achseln der obersten Blattpaare, und zwar entweder einzeln oder in geringer Anzahl (bis zu vieren). Ausnahmsweise kam es an den oben erwähnten Stellen auch zur Bildung einer ganz armblütigen Infloreszenz.

Pflanzen von einem derartigen Habitus, wie ich ihn eben beschrieben, zu erhalten, glückte mir bis jetzt nur dann, wenn

---

[1] Köck, Über Cotyledonarknospen dicotyler Pflanzen. Österr. bot. Zeitschrift. 53. Jahrg. (1903), p. 64.

[2] Vgl. N. Zinger, l. c. und die daselbst angeführte Literatur.

ich sie nach der folgenden Methode kultivierte: Ich ließ im Herbste (zweite Hälfte September oder erste Hälfte Oktober) Samen im Warmhaus breitwürfig in Erde anbauen und dann je fünf kräftige Keimpflanzen, wenn sie den Erdboden eben durchbrochen hatten, in einen Blumentopf, welcher ungefähr 0·7 *l* Erde[1] faßte, pikieren. Nach dem Versetzen verweilten die Pflänzchen einige Tage im Warmhause, bis sie sich eingewurzelt hatten, und kamen dann in einen Raum mit Oberlicht, in dem die Temperatur verhältnismäßig stark schwankte.

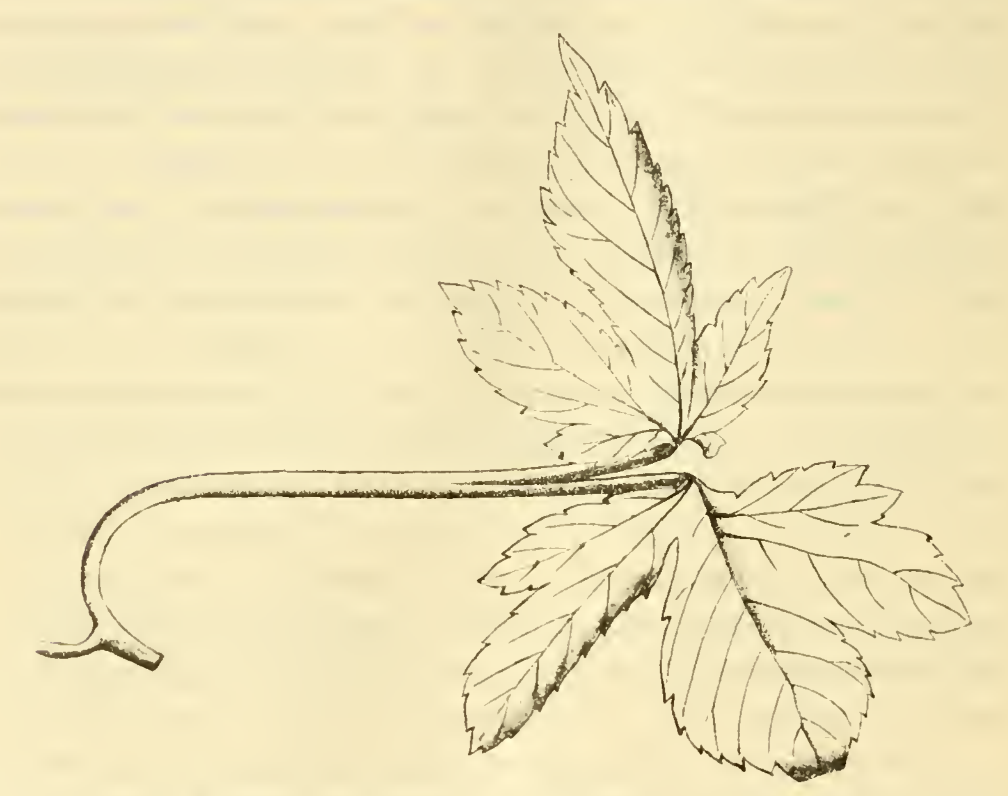


Fig. 1. Spontan aufgetretene Spaltung des Blattstieles und der Lamina mit nachher erfolgter Restitution des Blattrandes. Vergr. zweifach.

Mittags betrug dieselbe durchschnittlich 20° C., während der Nacht ging sie gewöhnlich bis auf 10° C. herunter (manchmal auch bis auf 8°). Der Aufstellungsort der Pflanzen war verhältnismäßig hell,[2] da er sich zirka 1 *m* unterhalb eines aus

[1] Komposterde mit wenig Sand vermengt.

[2] Betreffs der chemischen Lichtintensität, welche im allgemeinen in Wien herrscht, vgl. Wiesner, Untersuchungen über das photochemische Klima von Wien, Kairo und Buitenzorg (Java). Unter Mitwirkung von W. Figdor, F. Krasser, L. Linsbauer. Denkschriften der kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien, Bd. 44 (1896).

»Schnürlglas« bestehenden Daches befand. Direktes Sonnenlicht konnte infolge der eben erwähnten Glasbeschaffenheit nicht einfallen. Der Feuchtigkeitsgehalt der Luft war gering, bei Nacht höher als bei Tage (durchschnittlich 70 bis 50% relativer Feuchtigkeit). Die dem Boden der Versuchspflanzen zugeführte Wassermenge[1] wurde stets so bemessen, daß die einzelnen Individuen niemals weder zu trocken noch zu feucht standen. Gegen Ende Dezember oder auch im Laufe des Monats Jänner begannen die Pflanzen neben normalen Blüten derartige zu produzieren,[2] wie sie oben beschrieben wurden. Versuche, ebensolche Zwergexemplare[3] zu einer anderen Jahreszeit als der früher angegebenen heranzuziehen, schlugen gänzlich fehl, obwohl ich die Kulturbedingungen der Pflanzen, soweit es ging, möglichst ähnlich jenen gestaltete, wie sie zur Winterszeit herrschten. Aller Wahrscheinlichkeit nach liegt die Ursache des negativen Erfolges darin, daß die Wirkung von Licht,[4] Feuchtigkeit und Wärme in ganz bestimmter Weise ineinander greifen muß, um nanistische Wachstumserscheinungen hervorzurufen, Bedingungen, die ich noch nicht entsprechend variieren konnte.

Oftmals geschah es, daß die Versuchspflanzen von Pflanzenläusen (Aphiden und einer *Aleurodes*-Art) befallen erschienen, welche Tiere trotz aller Vorsicht dem Kulturraume nicht gänzlich ferngehalten werden konnten. Um zu sehen, ob dieselben vielleicht ursächlich mit der beobachteten Bildungs-

1 »Hochquellenwasser« kam stets zur Verwendung.

2 Betreffs der Abhängigkeit des Blühens von *Humulus Lupulus* von äußeren und inneren Ursachen siehe Behrens, Physiol. Studien über den Hopfen. Flora, Bd. 78 (1894), p. 361. Vgl. auch Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen (bei Teubner 1908), p. 70 ff. und die daselbst angeführte Literatur.

3 Hinsichtlich der äußeren Verhältnisse (im allgemeinen), welche die Erscheinung des »Nanismus« verursachen, vgl. P. Gauchery, Recherches sur le nanisme végétal. Ann. des sciences nat., série 8, t. IX (1899), p. 11 ff.

4 Vgl. auch R. Combes, Détermination des intensités lumineuses optima pour les végétaux aux divers stades du développement. Ann. des sciences naturelles. Botanique. Série 9; t. XI (1910). Betreffs *Mercurialis* äußert sich derselbe auf p. 246 folgendermaßen: »Les fortes intensités lumineuses favoriseraient la production des organes reproducteurs femelles.«

abweichung im Zusammenhange stehen, zog ich einige Pflanzen unter Stürzen, aus feinstem Müllergaze gefertigt, und konstatierte auch da, ohne jede Anwesenheit von Insekten, das Auftreten von narbentragenden Antheren. Ich glaube deshalb, daß diese allein dem kombinierenden Einflusse der früher erwähnten äußeren Faktoren ihre Entstehung verdanken.

Zusammenfassung.

1. Während die Vertreter des Genus *Humulus* normalerweise stets eingeschlechtliche (diklinische) Blüten besitzen, wurden bei *Humulus japonicus* Sieb. et Zucc. und einer Gartenvarietät dieser Art mit panachierten Blättern (fol. var.) hermaphroditische Blüten beobachtet, und zwar nur an Exemplaren, die Zwergwuchs aufwiesen.

2. Die Zwitterblüten geben sich als solche dadurch zu erkennen, daß das eine oder andere Staubblatt einer männlichen Blüte entweder in seiner Gänze oder auch nur teilweise in ein Gynoeceum (es handelt sich demnach hier um einen Fall von Pistillodie) umgewandelt erscheint. Daß letzteres wirklich zutraf, erhellt daraus, daß keimfähige Samen von derartigen Zwitterblüten in einigen Fällen geerntet wurden.

3. Hermaphroditische Blüten treten neben normal gebauten nur an männlichen Individuen auf. Die Geschlechtsverteilung muß daher als andromonöcisch bezeichnet werden. Gelegentlich wurde auch Monöcie beobachtet, in zwei Fällen Cönomonöcie (d. h. normale männliche und weibliche Blüten kommen neben zwitterigen auf einer und derselben Pflanze vor).

4. Der Nanismus der einzelnen Individuen wird durch die gleichzeitige Einwirkung einer bestimmten chemischen Lichtintensität bei verhältnismäßig niedriger Temperatur und ebensolchem Feuchtigkeitsgehalte der Atmosphäre in Verbindung mit Nahrungsmangel hervorgerufen.

Biologische Versuchsanstalt in Wien.

Erklärung der Tafel.

Fig. 1 bis 25. Verschiedene Übergangsbildungen von Pollen- zu Fruchtblättern. Sämtliche Figuren sind auf der Tafel so orientiert, daß die Anheftungsstellen der Staubblätter in der Blüte, respektive die Konnektive gegen den unteren Rand der Tafel sehen. Vergrößerung annähernd zwölffach. Bei Fig. 5, 12, 21 und 25 erscheinen die normal gebauten Staubgefäße in der Zeichnung weggelassen, bei Fig. 5 außerdem das Perianth.

Figdor, W.: Fruchtblätter bei Humulus japonicus.



Kasper del. Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.